BOTANICA

HALLAZGO DEL GENERO *TRIGONOBALANUS* FORMAN, 1962 *(FAGACEAE)* EN EL NEOTROPICO — I

Por

Gustavo Lozano-C. *, Jorge Hernández-Camacho *, **
y Jesús E. Henao-S. **

SUMMARY

A new species of *Trigonobalanus* is described from the clouded sub-Andean forest of the Upper Magdalena Valley in the Cueva de los Guácharos National Park, Colombia. The genus was previously known living today in Indonesia (Celebes), the Malayan Federation (Malaya, Sarawakand Sabah) and Thailand. The characters of the genus are extensively discussed in the light of the new findings and the classification proposed by Forman (1964) for the *Fagaceae* is accepted, except by the recognition of a new subfamily.

En las regiones andinas de Colombia la familia *Fagaceae* se conocía hasta ahora tan sólo por un género actualmente representado, *Quercus* Tournefort *ex* Linnaeus 1753, cuyas especies reciben comúnmente el nombre de "robles" y, además, raramente, como en el Departamento de Santander, el de "encinos".

La designación "roble" también es aplicada, con diversos calificativos, en las regiones cálidas del norte del país, a las especies de *Bignoniaceae* de los géneros *Tabebuia* y *Roseodendron*, y en la región del Páramo de Tamá (Departamento de Norte de Santander, Colombia, y Estado Táchira, Venezuela) a *Myrica pubescens* Willdenow. Por otra parte "encenillo" es el fitónimo vernáculo ampliamente difundido en Colombia para las especies del género *Weinmannia (Cunoniaceae)*.

---

* Instituto de Ciencias Naturales - Museo de Historia Natural, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.

** Instituto Nacional de Recursos Naturales y del Ambiente (INDERENA).

En repetidas ocasiones hemos escuchado referencias por parte de campesinos y aserradores de la Cordillera Oriental al "roble negro" [1], que diferiría por tener obscurecido el duramen o "corazón", pero en cada caso en que hubo oportunidad de verificar su identidad resultó ser algún representante de los complejos de *Quercus colombiana* Cuatrecasas y *Q. humboldtii* Bonpland.

Con todo, dentro de los reconocimientos florísticos y ecológicos que el Instituto de Recursos Naturales y del Ambiente (INDERENA) ha venido adelantando en los parques nacionales naturales colombianos, uno de los autores (J.E.H.S.) del presente trabajo obtuvo material de una fagácea que habita en el sector del Parque Nacional Natural Cueva de los Guácharos (Departamento del Huila), que corresponde a una especie indescrita de *Trigonobalanus.* Esta especie recibe localmente en el Municipio de Acevedo, Departamento del Huila, el nombre de "roble morado" puesto que, cuando el árbol es abatido, su leño despide un exudado lilacino, si bien en seco la tonalidad general de la albura es ante acanelada (ca. *Cinnamon Buff,* Ridgway "1912") que se torna en canela anaranjado (ca. *Orange Cinnamon)* al ser humedecida.

El descubrimiento de *Trigonobalanus* en los Andes colombianos resulta inesperado, puesto que el género solamente era conocido por dos especies paleotropicales vivientes. Son éstas: 1) *T. verticillata* Forman (1962), especie típica del género, descrita originalmente del Monte Kinabalu, Sabah, Federación Malaya, y registrada además en Sarawak y en Malaya o Malaca (Federación Malaya), así como en la región central de la Isla de Célebes, Indonesia (Forman, 1964: 385; Forman & Cutler, 1967; Soepadmo, 1972: 403), la cual habita en selvas húmedas frecuentemente nubladas a elevaciones de 850-1.765 m, pero en Célebes ha sido hallada prácticamente al nivel del mar (15 m) y a 1.100 m, según las etiquetas del material citado por Forman *(ut supra).*

2) *T. doichangensis,* conocida de las montañas de Doi Chang y Doi Nang Ka, Provincia de Chiengmai, en la región centro-occidental de Tailandia *(ca.* 19° N. 99' E.), ocupando un habitat similar a elevaciones de 1.260-1.765 m. (colección típica). Esta especie fue descrita originalmente por A. Camus (Bull. Soc. Bot. France, 80: 355. 1933) como *Quercus doichangensis,* y redescrita y transferida a *Trigonobalanus* por Forman (1964: 385). Además, algún material fósil del Terciario europeo *(q. v.)* ha sido asignado igualmente a este género, pero su verdadera posición taxonómica ha sido cuestionada.

Para el presente trabajo se ha preferido denominar *glandes* (= balanus o calibios) a los frutos de las *Fagaceae,* por no ser homólogos con los verdaderos aquenios, evitando así la designación como *nueces* o *núculas*, también usada en la literatura pertinente a esta familia, pero que ofrece confusiones. A pesar de que los glandes hayan de tipificarse como los frutos del género *Quercus*, con características tales como su sección transversal circular y la disposición en sendas cúpulas, que resultan exclusivas de este género y de *Lithocarpus*, no hay motivo para dudar de la homología estructural de los frutos dentro de los distintos géneros de la familia.

---

[1] En España el "roble negro" corresponde a *Quercus pyrenaica* Willdenow, y como "robles negros" o una expresión equivalente, en varios idiomas europeos, se conocen especies de *Quercus* cuya corteza es rimosa y comparativamente endurecida.

AGRADECIMIENTOS

Los autores dejan constancia de su agradecimiento al Dr. THOMAS VAN DER HAMMEN (Universidad de Leyden) por su colaboración en procura de material bibliográfico; a SILVIO FERNÁNDEZ VALENCIA (Instituto de Ciencias Naturales - Museo de Historia Natural, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá), quien elaboró las figuras que ilustran este artículo, y al Instituto de Investigaciones Forestales (Universidad Distrital Francisco José de Caldas, Bogotá) por la colaboración prestada para la elaboración de secciones delgadas del leño de la nueva especie aquí descrita.

Trigonobalanus excelsa, G. Lozano, J. Hdz-C. & J. Henao, sp. nov.

Arbor monoecia (micro-) mesophylla quasi perennifolia (folia ante frondescentiam novam pro parte minore cadent) ad 20-40 m alta, radicibus tabularibus nullis, trunco columnari simplici cylindrato usque 20 m alto et circiter 1 m diam. (vel ultra) ad altitudinem pectoris, coma irregulari subglobosa accedenti; *cortice* in laminis mediocribus tenuibus irregularibusque elabenti non rimosa (ex specimine herbarii sed tantum visum), crassitie 5.2-5.6 mm, extus opaca dilute cremea suffusa cum maculis griseis vel viridescentibus vel rufescentibus et lenticellis copiosis parvulis vel mediocribus; *ligno* satis duro gravique, alburno dilute luteo in vivo cum exudato aquoso inodoro lilacino, denique colore bubalino cinnamomeo in statu sicco (madefacto cinnamomeo aurantiaco).

Ramuli subteretes rubescentes lenticellis longe ovatis copiosis muniti, ramulis junioribus tomento helvolo densiter vestitis; medulla subcircularis in sectione transversa. Vernatio conduplicata, perulis absentibus. *Folia* stipulata petiolata eglandulosa alterna spiraliter disposita. *Stipulae* laterales distinctae longe cuneatae apicem versus acutae 5 mm long., cito caducae, extus tomento helvolo praeditae, intus tomento hinnuleo et penicillo cuneiforme per ⅔ longitudine stipularum ex basis effecto. *Petioli* subteretes sed versus basem nonnihil incrassati atque faciebus adaxialibus complanatis, 5.5-11.4 mm long. x 1.4-3.0 mm diam. (ad partes medias), tomento helvolo plerumque obtectis atque trichomatibus minutis squamiformibus subulatis prope bases adaxiales.

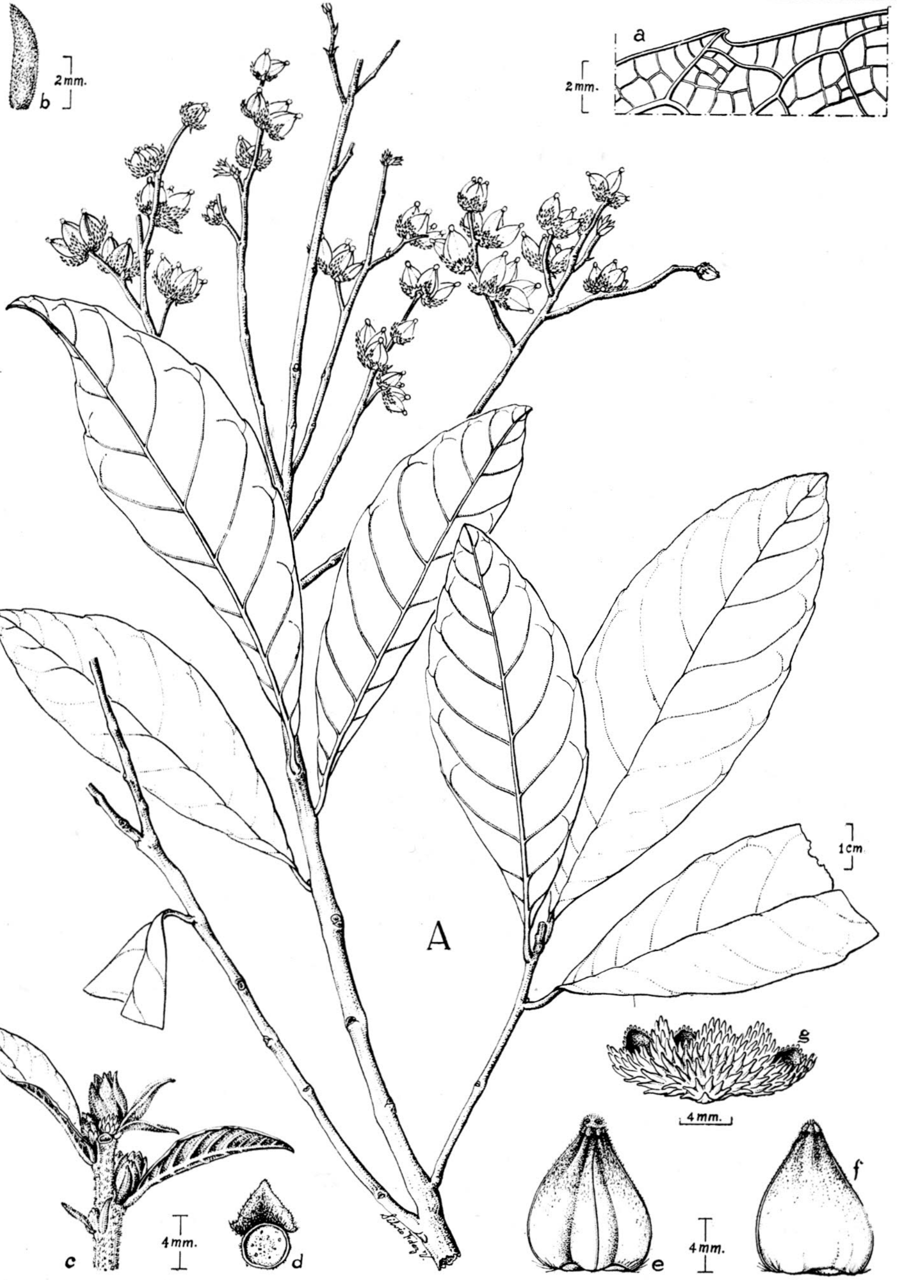


LÁMINA I. Ramificaciones terminales e infrutescencias femeninas de *Trigonobalanus excelsa* sp. nov.: *a)* Detalle del margen foliar en su porción apical; *b)* Estípula; *c)* Detalle de la yema terminal en desarrollo; *d)* Bráctea tectriz de la cúpula; *e-f)* Aspectos laterales del glande; *g)* Aspecto lateral de la cúpula.

Laminae foliares coriaceae parum flexibiles obovatae 8.18-17.42 cm long. x 3.40-7.27 cm lat., aliquantum undulatae, usualiter serratocrenatae interdum integrae (serraturis antrorsis utroque latere unde quarto nervo secundario unaquaquae mucrone obtusulo parvulo ex apicibus ramorum lateralium subterminalium nervorum secundarium sequentium formantibus), marginibus cartilaginosis, basibus cuneatis versus petiolos sensim angustatis ad lateribus petiolorum peranguste percurrentibus, apicibus acuminatis ad extremum breviter acuminatis vel mucronatis vel leviter rotundatis; paginis superioris glabrescentibus sub lente minute glebulosis aut scrobiculatis (alveolis reticulo efformantibus), colore affini viridi helleborino subnitenti in vivo, nerviis secundariis laeviter impressis, nervo medio anguste canaliculato reliquiis tomenti habentibus; paginis inferioris aliquantum pubescentibus tenuiter scrobiculatis, reticulo prominulo, nervis secundariis valde prominentibus glabris, costa quam nervis magis prominente, colore in vivo quam paginis superioribus dilutiori haud costa et nervis tomento fulvo-helvolo et trichomatibus minutis subulatis sparsis vestita sed prostrema parte paulatim glabrescenti necnon reliquiis tomenti ad axillas nervorum secundariorum remanentibus, costa et nervis pallidulis flavescentibus; nerviatione camptodroma, nervis secundaribus alternis vel suboppositis utroque latere 10-12 sub angulo circa 57-60° prodeuntibus modice arcuatis 6.6-16.0 mm inter se distantibus. Folia novella tomentosa tamen indumenti evanescenti.

Synflorescentiae solitariae definitae. *Synflorescentiae masculae* multiflorae dichasiales suberectae vel cernuae rigidulae omnine pallidulae flavescentes, 13.5-17.2 cm long., unusquisque in axillae foliorum partium mediarum ramulorum ante synflorescentiae femineae dispositae; pedunculis 2.3-3.7 mm long.; axes primariis inflorescentiarum subteretibus flexuosis gracilibus, indumento villosuli in cumulis et trichomatibus squamiformibus sparse obtectis, primum visum apparenter non ramosis sed revera axes dichasialibus maxime reductis praebentibus.

Flores masculi parvi sessiles in 37-56 cymulis vel dichasiis spiratim modice dissitis; *cymulis vel dichasiis florum masculorum* 2-7 (vel ultra ?)-floris, axes dichasialibus brevissimis (ca. 1 mm long.) tomentellis bracteolatis aut absentibus et inde floribus, triade bractearum ovato-navicularium tomentellarum persistentium subtentis, bractea centrali 2.0 mm long. x 1.8 mm lat., bracteis vel bracteolis lateralibus 1.7 mm long. x 2.0 mm lat. etiam duabus bracteolis lateralis minutis interaneis et serie transversa bracteolarum diminutis (ca. 5-6 sub lente visibilium) in spatio proximali inter dictas bracteolas disposita cymulis ex parte cingentibus; *perianthio* submembranaceo 5 (-7) lobato eglanduloso utrique tomento fulvido-stramineo investienti, 1.7 mm long. x 1.6 mm diam., lobulis subnavicularibus imbricatis saepissime subaequalibus marginibus ciliatis integris vel erosulis apicem versus rotundatis; *staminibus* distinctis (rarenter filamentis connatis in paribus staminum) vulgo 5 exsertis

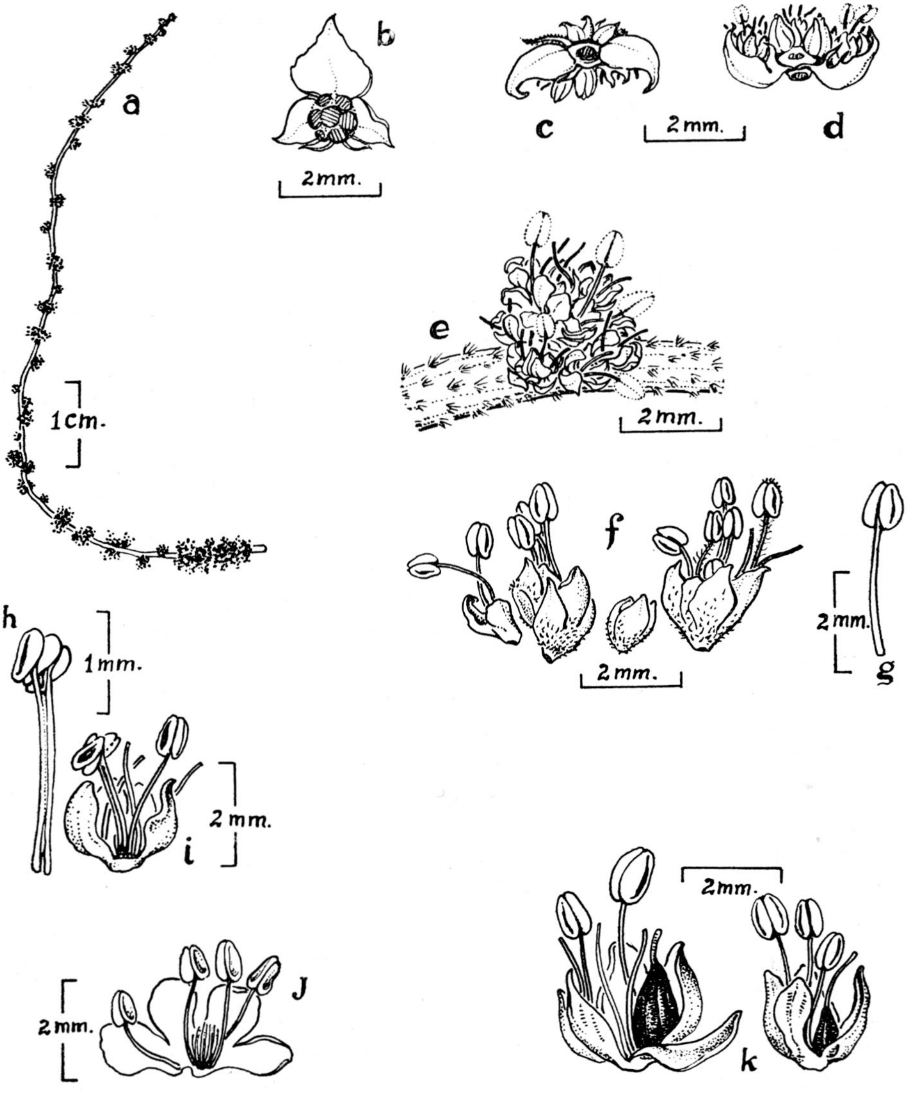


Lámina II. Detalles de la sinflorescencia y flores masculinas de *Trigonobalanus excelsa* sp. nov.: *a)* Aspecto general de la sinflorescencia masculina; *b)* Bráctea y bractéolas de las inflorescencias parciales; *c)* Aspecto superior del conjunto de brácteas y bractéolas de las címulas; *d)* Aspecto lateral del conjunto de brácteas y bractéolas de la címula; *e)* Címula; *f)* Flores masculinas, en el centro una flor carente de estambres; *g)* Estambre normal; *h)* Detalle de la conación de estambres de la flor ilustrada en la figura *i;* nótese la presencia de tres tecas; *i)* Flor masculina sin pistilodio y con dos estambres connados; *j)* Flor masculina con abreviación en la longitud de los estambres y mechón piloso central (vestigio del pistilodio; *k)* Flores masculinas con pistilodio.

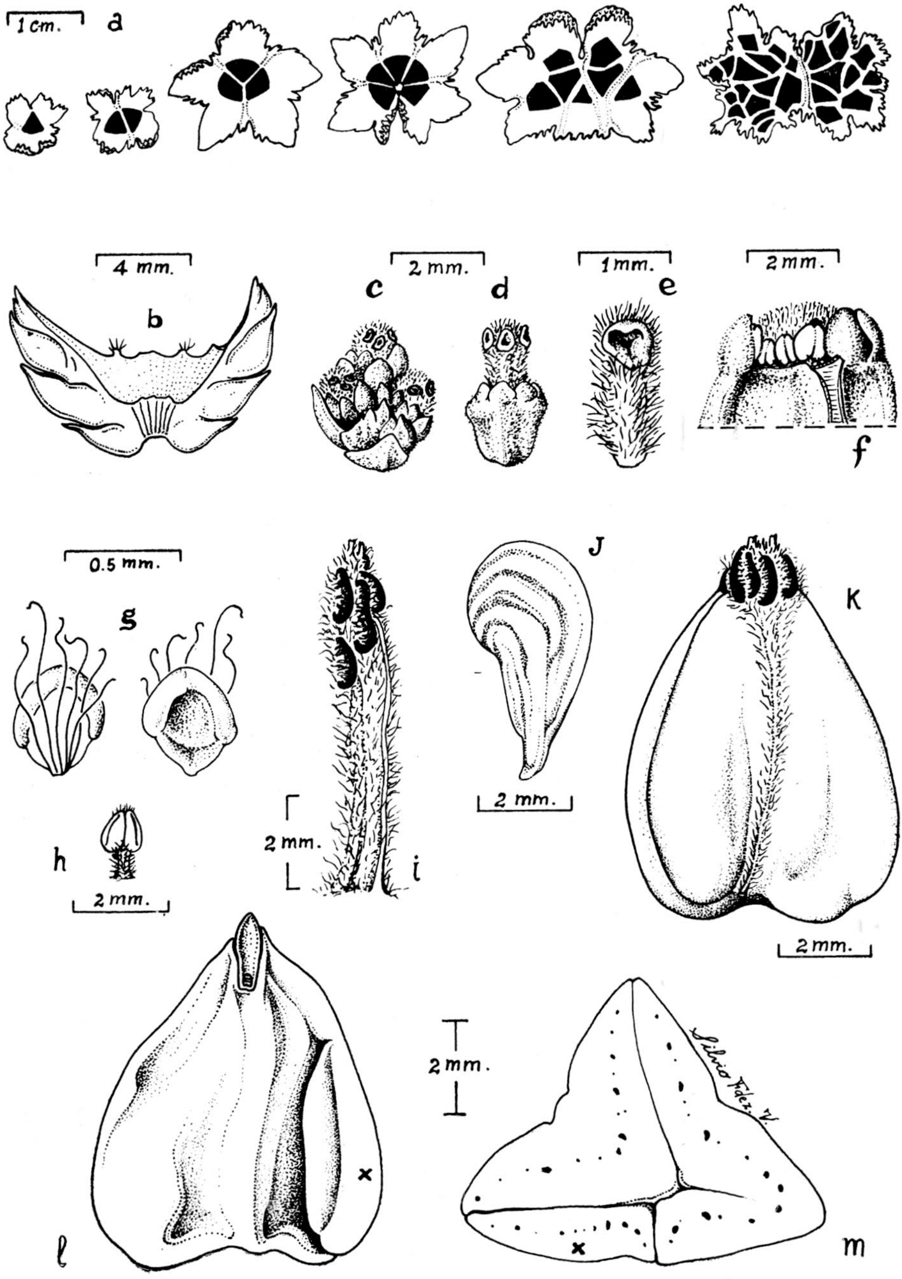
ad lobos perianthio oppositis (sed numero 0-7 varianti), eglandulosis, plerumque 3 mm long., eglandulosisque, filamentis teretibus plus minusve undato flexuosis, glabris (filamentis brevioribus non exsertis pilosisque in floribus minus quam 5-staminatis), *antheris* cremeis basifixis bithecis (thecis bisacculatis) 0.6 mm x 0.6 mm, late oblongis (interdum etsi basibus breviter subsagittatis) apicibus retusis, connectivis exapiculatis quam thecis paulo brevioribus, thecis utrinque longitrorsum dehiscentibus, versus lineas dehiscentiae parce pilosis; *pistillodiis* plerumque desunt vel vestigialis (caespite pilorum simplicium erectorum fulvido-stramineorum in centro florum) vel 1-2 glabris cum ovario supero trigono stylidio comparate longo et stigmate capitato vix dilatato.

Synflorescentiae foemineae paniculatae vel racemosae compositae 12.8 cm long. (vel ultra) ad partes summas ramulorum positae; inflorescentiis foemineis partialibus definitis amentaceis vulgo 4 alternis plus parte terminali, 2-5 (-11)-cupularis, 1.6-45.3 mm long., axibus obsque bracteis sed cupulis bracteis singulis persistentibus tomentosis subtentis. *Flores foeminei* sessiles in cupulis 1-vulgo 3-7 (-27) arcte insidentibus; lobis *perianthio* 6 (raro 7) erectis persistentibus imbricatis tomentosis ciliatisque, 0.7-1 mm long. x 0.8-1 mm lat. [3 leviter maioribus carinatis unusquisque in summitatum costarum ovarii cum 3 (-4) lobis minoribus ecarinatibus alternantibus]; *staminodiis* vulgo 3 (-4) (rarior usque ad 13) ad lobos minores perianthio oppositis, minutissimis, antheris subtriangularibus subsessilibusque; *ovario* 3-loculari (aut 1-2 loculari) in hypanthio adnato penitus immerso, ovato subtriangulari saepissime triquetro, 2 mm long., placentis centralibus apicalibus, ovulis 6 anatropis (in quoque loculo duobus pendentibus) quorum unum seminam transiens; *hypanthio* ad ambitum ovarium configurato, tomento fulvo-stramineo villoso et crispo atque trichomatibus minutis squamiformibus sublinearibus erosibusque omni vestito; *stylodiis* distinctis ad basem breviter connatis, (1-2)-3 teretis (absque sulco adaxiali) decurvatis, 1,2 mm long., tomento fulvo stramineo obtectis (in aspectu abaxiali minus evoluto), in singularum stigmata terminalia sumplicia capitato-depressa rotundata epapillosa expansis.

Cupulae in statu fructifero erectae vel suberectae sessiles transversae ellipsoideae etsi aliquantum variabiles, 8.2-26.5 mm long. x 7.0-15.0 mm diam., in lobulos seu valvas 3-(vulgo 5)-9(-13)-fissae, singuli lobulo adaxiali quam lobulis ceteris minore plerumque obtusiore vel rotundato, ceteris lobulis variabilibus acutis vel late acutis vel plus minusve rotundatis, extus squamis involucralibus coriaceis sessilibus anguste oblongis adpressibus marginibus integris vel erosulis, in 8 series creberrimis dispositis, singulis bracteis tectricibus distinctis; bracteis lamellisque utrinque denso tomento fulvido vel fulvido stramineo praeditis, intus copioso tomento hinnuleo vel fulvido-stramineo subnitenti obtectae, cicatricibus triangularibus glandium delapsorum valde notatis.

Glandes sessiles ovato-subtriangulares etsi ad bases truncatae a latere visu, 8.0-11.4 mm long., saepissime triquetrae (raro valde compressa 2-gonae) sed

LÁMINA III. Detalles de la flor femenina, cúpula y semilla de *Trigonobalanus excelsa* sp. nov.: *a)* Cúpulas con cicatrices de 1, 2, 3, 5, 7 y 27 balanos; *b)* Corte longitudinal de la cúpula; *c)* Cúpula en estado florífero; *d)* Aspecto lateral de la flor; *e)* Aspecto ventral de la superficie abaxial de un estilodio, nótese la ligera concavidad del estigma; *f)* Detalle del periantio (con los lóbulos removidos) y del androceo vestigial; *g)* Estaminodio reducido; *h)* Detalle de un estaminodio polinífero de la flor ilustrada en la figura f; *i)* Aspecto apical del disepimento (en el fruto), con 4 rudimentos seminales; *j)* Semilla en desarrollo; *k)* Aspecto lateral de la semilla; nótense el disepimento residual adherido y apicalmente los rudimentos seminales; *i)* Aspecto lateral interno del cotiledón mayor; *m)* Sección transversal de la semilla a nivel del plano x de la figura anterior; nótese la fisura existente en ambos cotiledones.


1 cm.
a
4 mm.
b
2 mm.
c
d
1 mm.
e
2 mm.
f
0.5 mm.
g
h
2 mm.
2 mm.
i
J
2 mm.
K
2 mm.
l
x
2 mm.
x
m
Silvio Fdez. V.

a mutua compressione plus minusve asymmetricae (diametris maximis 5.8-9.7 x 4.3-8.7 mm, diametris ad imas bases 3.6-6.9 x 2.0-5.5 mm) tribus costis vel trigonis obtusatis bene prominentibus vel unaquaquae valde prominentibus sulci latis nonnihil profundis bifariam percurrentibus vel similaribus sed insimul carina tenui acutiuscula mediali percurrenti; faciebus intercostalibus unaquaque versus basem sulco tenui mediali longitudinali (dissepimento extus coincidenti) instructis; pericarpio coriaceo, lobulis perianthii stylodiisque persistentibus, totiis extus melleis subnitentibus tomento dilute ferrugineo vel hinnuleo atque trichomatibus minutis squamiformis acitis erosis sparsis obtectis sed versus costas et bases imprimis glabrescentibus; faciebus intimis endocarpii et dissepimentis fulvido-tomentosis, reliquiis dissepimentorum persistentibus lateraliter seminae adhaerentibus; cavitatibus loculorum confluentibus semina admodum invasis.

Seminae tricostatae formae fructuum aemulantes, 7.0-9.9 mm long., diametris maximis 4.8-8.3 x 3.9-6.0 mm, testa tenui colore bubalino castaneo-reticulata, cotyledonibus accumbentibus oleiferis absque acervis amylaceis (tincturae iodo non proprio tingentibus) ; *cotyledone maiore* modice incrassato cum duabus superficiebus lateralibus externis (duabus faciebus externis ambitus triangularis seminae conformantibus) ovato-subtriangularibus sursum plus minusve attenuatis (aut una superficie cotyledonis maioris dimidiam partem reducta tamquam cetera parte in cotyledone minora, ideo dimidiis partibus conterminis cotyledones facie externa ambitus triangularis seminae conformanti atque ceteris faciebus singulis cotyledonibus confectis), basium truncato-rotundatis, moderate transverseque recavis, per margines medialem in costam longitudinalem valde prominentem adhaerentem (in plusquam dimidiam partem angusta fissura interposita cetera connatam sed apice minute fissurato vel integro), inde sectione transversali cotyledonis maioris aspecto plus minusve aequaliter (aut inaequaliter) hastato, superficie interna laevi praeter depressionem longitudinalem percurrentem vel ad partem terminalem cavitate embryonis reducta, cum basis cordata; *cotyledone minore* aspectu laterali velut superficies laterales cotyledonis maioris, basis integra vel similiter fissa, apice brevissime fissurato vel integro, aspectu anguli dihedralis obtusi vel obtusissimi symmetrici sive valde asymmetrici, modice incrassato, superficie interna laevi vel costa prominula longitudinaliter percurrenti (quam dictam depressionem internam cotylodonis maioris complentem) ; cotyledonibus valde adhaerentibus inter se, marginibus lateralibus tunc duabus costis externis seminae efformantibus tertia costa omnino propria cotyledonis maioris, sive singulis costis in quoque cotyledonem et tertia costa adhaerentia marginibus cotyledonum effecta; *radicula* recta. *Germinatio* phanerocotylaris vel epigaea.

Crescit in consociationes proprias sive associationibus cum *Quercu humboldtii* ad 1.500-2.000 m supra mare in declivitatem Andium Orientalium valli

superioris fluminis Magdalenae ditionis dictae Huila, Reipublicae Colombiae. "Roble morado" et "roble negro" incolis nominatur.

Holotypus. Colombia, Departamento del Huila: Municipio de Acevedo, alto valle del río Suaza, camino de herradura al Parque Nacional Natural Cueva de los Guácharos, 1.800 m s.n.m. Enero, 1979, *Jesús E. Henao S.*, sin número (flores masculinas, flores femeninas y frutos), COL 188719; isotypi COL 188720, ceteri distribuentur.

Paratypus. Eodem loco dicto, 1.550 m s.n.m. Marzo 15, 1979, *Jesús E. Henao S.*, s.n. (flores femeninas y frutos) (COL 188721), isoparatypi distribuentur.

Comparaciones interespecíficas. Detalles distintivos de las sinflorescencias, flores y anatomía del leño, hoja y pericarpio se discuten en un próximo trabajo. Aparte de tales caracteres, *Trigonobalanus excelsa* difiere de *T. verticillata* por carecer de hojas ternadas (u opuestas en los chupones); las estípulas libres, no connadas e interpeciolares; ausencia de pérulas y de tricomas estrellados en el indumento; consistencia de la lámina foliar menos rígida; tendencia a un mayor número de pares de nervios secundarios [10-12 *vs* (6) 7-8 (10) pares]; ramillas siempre cilíndricas y con la sección medular no estrellada; sinflorescencias masculinas más largas (13.5-17.2 *vs* 5-10 cm long.); sinflorescencia femenina más compleja, con ramificaciones de tercer orden y los frutos mucho mayores. Además, Soepadmo (1972: 271) indica que en *T. verticillata,* así como en *Lithocarpus, Nothofagus* y *Quercus,* la superficie del leño *in vivo,* al ser removida la corteza, muestra numerosas líneas deprimidas azuladas (*ca.* 0.5-1.5 cm long. x 1 mm lat.) que corresponden a ligeras elevaciones de la superficie interna de la corteza. Esta característica no ha sido detectada en *T. excelsa.*

Trigonobalanus excelsa se aparta de *T. doichangensis* por carecer de pérulas; hojas sin tricomas estrellados; inflorescencias masculinas de mayor longitud (13.5-17.2 *vs* 8 cm); estambres más largos (3 *vs* 2.75 mm long.); anteras no apiculadas; estigmas no capitados y sin margen adaxial; glandes ovado-triangular *vs* anchamente ovadas; mayor tamaño de los frutos (8.0-11.4 *vs* 5 mm long. x 5.8-9.7 *vs* 4-5 mm diámetro); sinflorescencias femeninas ramificadas *vs* simples.

Afinidades del género Trigonobalanus.

El ensayo más reciente de clasificación de la familia *Fagaceae* Dumortier (Anal. Fam. 11: 12. 1829. Nom. conserv. "*Fagineae*") se debe a Forman (1964: 388-391; 1966-b), el cual coincide esencialmente con la clasificación adoptada por Melchior (1964: 50), salvo en cuanto a la posición del género *Trigonobalanus* y fundamentalmente se aproxima al sistema de Oersted

(1871), si bien este último autor asignó el género *Nothofagus* a la subfamilia *"Fagineae"* (= *Fagoideae*). Siguiendo a Forman, se reconocen así tres subfamilias: 1) *Fagoideae* (Dumortier) con dos géneros, *Fagus* Tournefort *ex* Linnaeus 1753 y *Nothofagus* Blume 1850 [1]; 2) *Castaneoideae* (Oersted 1867, *"Castaninae")* con cuatro géneros, *Castanea* Miller 1754, *Castanopsis* (D. Don 1825) Spach 1842, *Chrysolepis* Hjelmqvist 1948 [2] y *Lithocarpus* Blume 1825, y 3) *Quercoideae* (Oersted 1867, *"Quercinae")* con *Quercus* Tournefort *ex* Linnaeus 1753 [3].

Con posterioridad, Kuprianova (1962), fundada en un estudio morfológico del polen, propuso segregar los géneros *Nothofagus* y *Trisyngyne* (= *Nothofagus)* ubicándolos dentro de una familia propia *(Nothofagaceae)* asignada al orden *Euphorbiales*. Soepadmo (1972: 274) planteó motivos muy válidos para rechazar dicha supuesta familia.

La posición de *Trigonobalanus* dentro de la familia ha sido un tanto controvertida, pues Forman (1964: 389), con base en argumentos bastante convincentes, refirió el género a la subfamilia *Quercoideae,* pero Melchior (1964: 50), sin formular comentarios al respecto, lo adscribió a las *Fagoideae,* probablemente atendiendo a la similitud que sus frutos muestran con *Fagus* y *Nothofagus*. Soepadmo (1968: 375) también se ocupó del tema, destacando las semejanzas de *Trigonobalanus* con las *Quercoideae* y las *Fagoideae*, reconociendo la importancia de la opinión de Melchior como alternativa de ubicación para el género pero criticando su clasificación dado que "... he indiscriminately mixed up the characters of the inflorescence, flower, cupule and fruit, which in combination are not always clearly defined in the subfamilies recognized by him". Aun cuando Soepadmo (1968: 364) aseveró que la morfología del polen también sustenta la inclusión de *Trigonobalanus* dentro de las *Quercoideae,* se abstuvo (p. 375) de emitir un pronunciamiento definitivo sobre la posición del género. Posteriormente el mismo autor (Soepadmo *in* van Steenis, 1971: 83) opinó que *Trigonobalanus* es un tanto más próximo a las *Fagoideae* que a las *Quercoideae,* y en su monografía de las *Fagaceae* en

---

[1] *Nothofagus sensu* van Steenis (1953). Incluye además *Trisyngine* H. Baillon, 1873, originalmente referido a las *Euphorbiaceae* y redescrito por Baumann-Bodenheim (1953: 419-420) como género que agruparía las especies de Nueva Caledonia, pero inseparable de *Nothofagus* (sect. *Calusparassus,* series *Triflorae),* según van Steenis (1954).

[2] Reconocido por Forman (1966-b: 425). Incluye una especie de California y otra de Indochina (Soepadmo *in* van Steenis, 1971: 83, nota 1). Sinonimizado con *Castanopsis* por Soepadmo (1972: 294).

[3] Incluye *Erythrobalanus* (Spach) Oersted 1871, *Macrobalanus* Prantl 1888, etc. *(cf.* Müller, 1942). Soepadmo (1968) solamente reconoce a *Cyclobalanopsis* (Oersted) Schneider 1906, como subgénero válido distinto de *Quercus s.s.*

Flora Malesiana (1972) : 276), Soepadmo destaca la posición "rather unique of the genus" pero lo adscribe a las *Quercoideae.*

Como puede apreciarse a continuación, las discrepancias radican fundamentalmente en el enfoque dado a la solución, puesto que si se atiende principalmente a las características florales, *Trigonobalanus* se relaciona más con las *Quercoideae,* y si se concede mayor atención a las características del fruto y la semilla, la mayor relación se encuentra con las *Fagoideae.* Los caracteres endomórficos del leño indican relación con las *Quercoideae* en el caso de las especies paleotropicales de *Trigonobalanus,* y con las *Fagoideae* en el caso de *T. excelsa,* en tanto que los del pericarpio definen una relación con las *Fagoideae.*

Relaciones de Trigonobalanus con las Quercoideae.

Forman (1964: 391-392) destacó las semejanzas de *Trigonobalanus* con las *Quercoideae,* mencionando las inflorescencias amentáceas, los estigmas capitados, el número de estambres de las flores masculinas, el tamaño e inserción de las anteras y la supresión del pistilodio, así como las semejanzas en cuanto a la anatomía del leño (estudiado por Cutler, 1964) y las inflorescencias masculinas flexuosas de *T. doichangensis.* A estos puntos de similitud podrían agregarse algunos otros, los cuales caben dentro de la variabilidad intragenérica de *Quercus* y representan la retención de caracteres ancestrales en este género y en *Trigonobalanus.*

En cuanto al polen, Soepadmo (1968: 362-363), con base en información correspondiente a no menos de 100 especies de *Fagaceae,* conceptuó que existen tres tipos diferentes: el tipo *Quercus (Fagus, Quercus* y *Trigonobalanus),* el tipo *Castanea* (propio de las *Castaneoideae)* y el tipo *Nothofagus,* y apuntó que el polen de *Quercus* difiere del de *Fagus* por su menor tamaño y su reticulación más fina, y del de *Trigonobalanus doichangensis (cf.* p. 375) por su exina más delgada, los poros más simples y a veces vestigiales, y por su contorno más circular en aspecto polar. Es significativo que el polen de *Trigonobalanus,* a juzgar por lo expuesto, no parece ofrecer caracteres decisivos para esclarecer sus relaciones a nivel de subfamilia, si bien se separa del de *Nothofagus* y, como podía esperarse, del de las *Castaneoideae.*

Los caracteres anatómicos del leño de ambas especies paleotropicales de *Trigonobalanus* fueron estudiados por Cutler (1964), quien los encontró virtualmente inseparables de muestras de *Lithocarpus* y de *Quercus* (particularmente de algunas especies tropicales). Así mismo Cutler (1964: 406) puntualizó que los géneros de *Fagaceae* no están siempre claramente delimitados mediante esos caracteres, ya que existe sobreposición de caracteres entre algunas especies, no sólo congenéricas sino pertenecientes a géneros distintos. No obstante, los resultados del trabajo de Cutler permitirían excluir a *Trigono-*

balanus de las *Castaneoideae* (excl. *Lithocarpus*) y de las *Fagoideae*, pero según se concluye del examen del leño de *T. excelsa*, ciertos caracteres indican que este género tendría rasgos comunes con las *Fagoideae* y diferenciales con respecto a las *Quercoideae* y a *Lithocarpus*. La sección transversal de la medula de las ramillas de *T. excelsa* es circular, mientras que en *Quercus* y las especies paleotropicales de *Trigonobalanus* tiene forma de estrella con 4 o 5 lóbulos.

Trigonobalanus difiere de las *Quercoideae* y del género *Lithocarpus*[1] por los siguientes caracteres: *1)* Glande triquetro con 3 costillas o alas, oval-triangular o anchamente oblongo en aspecto lateral, *vs.* circular o subcircular en sección, sin costillas, variando desde casi hemisférico o subgloboso hasta obovoideo, ovoideo, elipsoideo o cónico más o menos alargado, con base truncada, convexa o cóncava, apicalmente redondeado, deprimido o cónico. *2)* Semilla triquetra, oval subtriangular, con los cotiledones plegados interiormente, oleíferos y asimétricos, sin cantidad apreciable de reserva amilácea, cotiledones bilobados (o al menos el cotiledón mayor) (lám. II. k, l, m) *vs* semilla circular en sección, con el perfil ajustado a la forma del balano, cotiledones plano-convexos, crasos, simétricos, sin lóbulos, amiláceos y con escasa cantidad de grasas. *3)* Germinación epígea o fanerocotilar *vs.* hipogea o criptocotilar. *4)* Cúpula hendida en 3 o más lóbulos o "valvas" *vs* entera, cubriendo ca. $\frac{1}{6}$-$\frac{2}{3}$ proximales del glande maduro. *5)* Cúpula con (1-) 3-7 (-27) glandes *vs* cúpula conteniendo un solo glande [excepcionalmente más de uno a consecuencia de lesiones producidas durante el desarrollo de la cúpula y el fruto (*cf.* Soepadmo, 1968: 365]. *6)* Pared del pericarpio con una capa de colénquima *vs* parénquima en empalizada bajo la epidermis (*cf.* Soepadmo, 1968: figs. 3, 4.1 y 5.3). Además en *Trigonobalanus* los estilodios son teretes, sin surco adaxial y pueden engrosarse ligeramente en el ápice, el estigma es terminal, capitado, glabro, circular (o con una escotadura en el borde adaxial, ¿vestigio del surco de la sutura carpelar?, en *T. doichangensis; cf.* Forman, 1964: fig. 3.4-5-6), en *Quercus* los estilodios son teretes con estigma terminal capitado, comúnmente emarginado adaxialmente, o son adaxialmente aplanados, con surco longitudinal (remanente de la sutura carpelar) y una amplia superficie estigmática, mientras que en *Lithocarpus* los estilodios son teretes con estigma terminal diminuto y punctiforme.

Trigonobalanus se aparta también de *Lithocarpus* por: *7)* anteras 0.5-1 mm long., basifijas o sub-dorsifijas *vs* anteras diminutas (0.20-0.25 mm long., dorsifijas). *8)* Cúpulas siempre solitarias en las axilas del eje (primario o secundario) de la inflorescencia *vs* solitarias o dispuestas en dicasios reducidos [en material de *Quercus gemelliflora* Blume, recolectado en Java, Soepadmo (1968: 365) señaló casos con 2-3 cúpulas dispuestas en una misma axila] y *9)* Vernación conduplicada *vs* vernación convoluta *(cf* Sargent, 1965) como en las demás *Castaneoideae.*

---

[1] *Lithocarpus* ha sido considerado por diversos autores como un sinónimo de *Quercus*, pero se separa de éste por caracteres de las inflorescencias, flores y polen, y es asignado a las *Castaneoideae* (*vide* Forman, 1964: 389-390; 1966-b; Soepadmo, 1968: 356-357; 1972: 276).

Es digno de mención que Soepadmo (1968: 366-368), tomando en cuenta que en estadios tempranos del desarrollo de la cúpula de *Quercus,* no pudo hallar indicios de lóbulos o valvas separadas y que en este género la cúpula contiene (salvo anomalías por influencia exógena) tan sólo un glande, concluye que esta estructura se deriva de uno de los tipos de cúpula representados en *Lithocarpus,* y que este tipo de inflorescencia parcial se contrapone al de los restantes géneros de *Fagaceae,* lo cual discrepa de las tesis que al respecto planteó Forman (1964; 1966-a), y en último término pudiera conducir a suponer que *Quercus* fuese un derivado de las *Castaneoideae,* sin relación filética cercana con *Trigonobalanus.*

No pueden desecharse fácilmente los argumentos de Soepadmo, pero de cualquier manera no desvirtúan la opinión de Forman (1964: 389; 1966-b), según la cual *Quercus* y *Lithocarpus* pertenecen a diferentes subfamilias, y la esencial identidad de sus cúpulas y frutos se debe a un caso de paralelismo. En efecto, la interpretación de Forman encuentra excelente fundamento en las similitudes básicas en cuanto a las sinflorescencias, caracteres florales y polínicos, y en el tipo de vernación, que relacionan a *Lithocarpus* con las *Castaneoideae,* apartándolo de *Quercus.*

En resumen, *Trigonobalanus* exhibe diferencias muy pronunciadas con las *Quercoideae* en lo que atañe principalmente a importantes características de la cúpula, glandes, semillas y germinación, aparte del número cromosómico (al menos en *T. verticillata).* Estas mismas diferencias se encuentran con respecto a *Lithocarpus* debido a un notable caso de paralelismo con *Quercus,* pero se agregan otras no menos significativas que hacen innecesaria una comparación de *Trigonobalanus* con los demás géneros de la subfamilia *Castaneoideae.*

Resulta instructivo intentar dilucidar cuáles de las diferencias reseñadas son el resultado de la retención de caracteres ancestrales de la familia, por parte de *Trigonobalanus.* Si se admite una estricta correspondencia numérica entre el número de estilodios y de carpelos, y como premisa igualmente se acepta que el número máximo de éstos representa la condición ancestral (sin que haya lugar a multiplicación o adición secundaria de este número), el número primitivo de carpelos dentro de la familia sería de 15 que se observa en *Lithocarpus,* donde el número normal es de 3-7. Ningún otro género alcanza tan crecido número, pero en *Castanea,* cuyo número usual es de 6, llegan a encontrarse 9 estilodios y en *Quercus* (número usual 3-4 estilodios) y *Castaneop-*

sis (cuyo número usual es también de 3 estilodios) pueden observarse hasta 6.

En los restantes géneros de la familia el número de estilodios es de 3 (con tendencia a la reducción a 2 en *Nothofagus*, y a 2, e inclusive ocasionalmente 1, en *T. excelsa)*. Forman (1964: 391; 1966-a; 1966-b) opinó que el fruto triquetro probablemente es un carácter primitvo dentro de la familia; sin embargo, en términos del número de estilodios (y de carpelos), bajo las premisas anotadas, 3 sería un número avanzado evolutivamente, y la condición triquetra sería primitiva con respecto a la sección transversal circular del fruto. La disposición apretada de los frutos en las cúpulas, por presión mutua, ejerce compresión sobre ellos *(q. v.)*, y así, por ejemplo, Sargent (1965) señala que en "*Castaneopsis*" (= *Chrysolepis)* los frutos son más o menos angulosos cuando hay más de uno en la cúpula. Pero la condición triquetra, con 3 costillas o alas, encontrada en *Fagus, Nothofagus* y *Trigonobalanus*, ciertamente no se debe, como sí en el caso anterior, a la compresión mutua ejercida por los glandes durante su desarrollo en cúpulas apretadas. La condición trígona en estos géneros se mantiene además cuando hay un solo glande por cúpula. El carácter *2* resulta correlacionado con el primero, lo mismo que los caracteres *3, 4* y *5*, y representan al parecer condiciones ancestrales. El carácter *6* es común precisamente a los géneros que comparten los anteriores caracteres, pero es incierto si se trata de una condición primitiva o derivada (aun cuando pudiera tratarse de una condición derivada en *Fagus* y *Trigonobalanus* si se atiende a la tendencia, a la presencia generalizada del parénquima en empalizada en los filomas, y al origen foliáceo de las paredes del ovario?). Con esta última posible excepción, resulta que los caracteres *1-5* diferenciales de *Trigonobalanus* con respecto a las *Quercoideae*, son debidos a la retención de condiciones ancestrales.

Relaciones de TRIGONOBALANUS *con las* FAGOIDEAE.

La comparación entre estos grupos revela las siguientes diferencias: *10)* Estilodios comparativamente cortos con estigma capitado y sin surco adaxial *vs* alargados, no dilatados, con surco adaxial longitudinal y superficie estigmática papilosa hacia su extremidad *(Fagus)* o son similares pero bastante cortos y papilosos en toda su longitud *(Nothofagus)*. *11)* Sinflorescencias masculinas amentáceas dicasiales multifloras *vs* en una "cabezuela" multiflora con flores brevemente pediceladas, pendientes de un largo pedúnculo *(Fagus)*, o en grupos dicasiales (1-) 3 (-5) -floros, con pedúnculo o las flores pediceladas o sésiles *(Nothofagus)*. *12)* Cada una de las címulas de flores masculinas subtendida cuando menos por una bráctea y dos bractéolas *vs* péndula con 0-2 (-3) brácteas alternas y espaciadas en *Fagus* o sin brácteas ni bractéolas en *Nothofagus*. *13)* Periantio de las flores masculinas subgloboso 5-6 (-7) lobado *vs* subcampanulado 4-8-lobado en *Fagus* y campanulado con 4-6 lóbulos, o éstos poco definidos o irregulares en *Nothofagus. 14)* Anteras cordiformes, o anchamente oblongas (que pueden ser brevemente subsagitadas), no apiculadas, 0.5-1 mm long. *vs* anteras anchamente oblongas, no apiculadas, basalmente sagitadas u obtusas, y similares en tamaño en *Fagus,* o lineares o linear-oblongas de 2-7 mm long. y apiculadas en *Nothofagus. 15)* Sinflorescencias femeninas conformadas por varias cúpulas dispuestas sobre ejes primarios o secundarios *vs* reducidas a cúpulas solitarias pedunculadas o sésiles. *16)* Cúpulas reteniendo la bráctea tectriz *vs* sin bráctea tectriz. Además, los cotiledones de *T. excelsa* no presentan profundos surcos exteriores correspondientes a los plegamientos (como sí ocurre en *Fagus* y *Nothofagus),* pero la semilla en desarrollo muestra surcos longitudinales (véase lám. III. j).

En resumen, aparte del elevado número cromosómico, *Trigonobalanus* se separa de las *Fagoideae* por caracteres de las inflorescencias y florales que corresponden a la retención de caracteres ancestrales y, por otra parte, coincide con las *Fagoideae* precisamente en los caracteres *1-6,* que las separan de las *Quercoideae.*

De las comparaciones previas resulta que *Trigonobalanus* constituye un grupo que ocupa una posición más primitiva y en cierto modo intermedia entre las *Fagoideae* y las *Quercoideae;* menos avanzado evolutivamente que las *Fagoideae* en cuanto a los caracteres de las sinflorescencias y de las flores, por lo cual se asemeja al presunto arquetipo de la familia y a las *Quercoideae,* pero que en cuanto al glande, semilla y germinación retiene condiciones primitivas en común con las *Fagoideae* y a diferencia dē las *Quercoideae.*

Forman (1962; 1964) no mencionó la presencia de pérulas en las especies paleárticas de *Trigonobalanus,* pero Soepadmo (1972: 399), en su descripción que consigna para este género, anota: "Terminal buds ovoid, scales imbricate". Y en la descripción que incluye para *T. verticillata (loc. cit.,* p. 400) apuntó: "... terminal buds ovoid, 3-5 by 2-4 mm, scales narrowly ovate". El examen detenido del material seco de *T. excelsa* no mostró presencia de pérulas ni de las correspondientes cicatrices, lo cual resulta un carácter único dentro de la familia.

Con un criterio morfológico aplicado *a priori,* la supresión de las pérulas es indicativa de un crecimiento de tipo siléptico *(sensu lato, cf.* Tomlison & Gill, 1973: 137), sin períodos acusados de latencia o reposo en las yemas. En otras *Fagaceae* interpropicales como los *Quercus,* se observa el crecimiento de tipo articulado, con incrementos anuales separados por pérulas, que es característico de la mayoría de las especies arbóreas de las zonas templadas, y que se relaciona con anillos de crecimiento en el xilema. Al respecto conviene mencionar que en el xilema de *Trigonobalanus excelsa* no hay anillos de crecimiento, en *T. doichangensis* sí los hay en las ramillas (Cutler, 1964: 405), y en *T. verticillata* pueden faltar o hallarse presentes (Cutler, 1964: 401-403; Cutler *in* Forman & Cutler, 1967: 333), y en especies intertropicales de *Quercus* faltan o se hallan más o menos marcados. Aun cuando el crecimiento de las ramillas en *Quercus* es proléptico, y v. gr. en *Quercus humboldtii* hay un breve período de defoliación, por otra parte carecen de pérulas numerosas especies de árboles tropicales que experimentan latencia de las yemas.

Wiegand (1906) encontró que las pérulas son una adaptación protectora de las yemas en las regiones templadas, pues evitan deshidratación, o la rápida congelación o descongelación, y tienen comúnmente indumento o resina, o son cutinizadas o suberificadas. En *Nothofagus* las pérulas y las estípulas, como también a menudo las escamas o lamelas involucrales de la cúpula, presentan coléteres resinosos adaxiales en sus bases, y las láminas foliares poseen glándulas resinosas (Van Steenis, 1953: 321, 333), lo cual parece constituir la máxima adaptación protectora en las *Fagaceae* relacionada con el desarrollo de las yemas y del follaje. La persistencia de pérulas en especies leñosas propias de los bosques de las montañas intertropicales, puede deberse a la persistencia de un carácter ancestral correlativo con el desarrollo proléptico de las ramificaciones y adquirido en regiones templadas, que reviste cierto valor protector para las yemas en especies propias del dosel, preservándolas de la insolación, de la deshidratación y del efecto de vientos fríos, pero en este caso su posible valor adaptativo queda por comprobar, particularmente en el caso de especies que componen los estratos subordinados del bosque (*cf.* Tomlison & Gill, 1973: 137). En síntesis, la ausencia de pérulas en *Trigonobalanus excelsa* es probablemente una adaptación hacia el crecimiento de tipo siléptico, derivada en ambientes más mésicos de una condición con yemas peruladas y crecimiento de tipo proléptico que se conserva (¿modificada?) en los demás géneros de la familia.

Además el número de cromosomas parece corroborar la posición comparativamente primitiva del grupo, puesto que en las *Fagaceae* varía entre $2n = 20$ y $2n = 24$, según van Steenis (1971: 83), y según los datos publicados e información inédita acopiados por Soepadmo (1968: 369) es de $2n = 24$ en *Castanea*, *Castanopsis*, *Fagus*, *Lithocarpus* y *Quercus*, y de $2n = 26$ en *Nothofagus*. También un número diploide de 28 cromosomas ha sido registrado por Tutajuk *et al.* (*in* Soepadmo, 1972: 274). No se dispone de información acerca de los cromosomas de *T. doichangensis* y de *T. excelsa*, pero en *T. verticillata* el número diploide es de 44, según resultados independientemente obtenidos por Kwitong Jong y por Ding Hou (*in* Soepadmo, 1972: 274) y Hou (*in* van Steenis, 1971: 83), registró $2n = 42 \pm 2$, lo cual condujo a van Steenis (*ibíd.*) a conceptuar: "Obviously *Trigonobalanus* is an ancient (dysploid?) paleo-allotetraploid, virtually a relict which could well stem from an ancient Fagaceous matrix". Dada la inusitada variabilidad que *T. excelsa* exhibe en caracteres florales y de las inflorescencias, no es improbable que esta especie también resulte ser alopoliploide.

Por todas las razones expuestas, se ha considerado conveniente reconocer la subfamilia *Trigonobalanoideae,* procedimiento éste que eventualmente pudiera cuestionarse con base en que, salvo el número cromosómico que parece un múltiplo (¿diploide?) del número haploide básico de la familia, no se conoce ningún carácter que le sea exclusivo. La alternativa jerárquica consiste en incorporar las *Trigonobalanoideae,* ya sea a las *Fagoideae,* ya sea a las *Quercoideae,* otorgando prelación a los caracteres del glande, semilla y germinación, o a los de las flores y sinflorescencias, respectivamente, lo cual en nuestra opinión resulta poco satisfactorio. Con todo no se descarta por ahora que las *Fagoideae* y las *Quercoideae* puedan haberse diferenciado a partir de las *Trigonobalanoideae,* caso dado en el cual el reconocimiento de esta subfamilia atendería más al concepto de grado evolutivo que a una apreciación cladística.

Por otra parte, ciertas evidencias indirectas de índole biogeográfica que se discuten en otro trabajo, permiten suponer que las *Trigonobalanoideae* sean un grupo cuyo origen se remonta al Cretácico Superior, ratificando la citada opinión de van Steenis, y quizás se deriven de una fílade cercana a la antecesora de las *Quercoideae,* en la cual ya el número de carpelos se habría reducido a 3.

Trigonobalanoideae, G. Lozano, J. Hdz-C. & J. Henao, subfam. nov. *(Fagacearum).*

Quercoideae Forman *in* Kew Bull. **17:** 389. 1964 *(in clavi, pro parte: Trigonobalanus); Soepadmo *in* Fl. Malesiana ser. 1, **7** (2): 276 *(in clavi, id.).*

Fagoideae Melchior *in* Engler's Syllabus Pflfam. ed. 12, **2:** 50 *(pro parte: Trigonobalanus).*

Arbores monoecis. Synflorescentiae unisexuales, interdum androgynae vel androgyneoandrae. *Synflorescentiae masculae* cernuae vel pendentes racemosae dichasiales, axe simplice vel cum ramificationibus brevibus vel brevissimis secundo ordine, *floribus masculis* sessilibus in cymulis 1-12-floris, bracteosis (1 bractea, 2 bracteolis lateralis vel ultra subtentis); perianthio flori masculo subgloboso 5-6 (-7)-lobato, staminibus eglandulosis oppositisepalis (0-) 5-6 (-7), antheris basifixis vel subdorsifixis bithecis 0.6-ca. 1 mm long. late ovatis vel cordiformibus vel late oblongis bases cordatis vel subsagittatis, connectivo exapiculato; pistillodiis desunt (aut rarenter 1-2). *Synflorescentiae foemineae* paniculatae vel racemosae compositae (tum cum ramificationibus secundo ordine) vel amentaceae simplices, cupulis singulis bracteolis tectricibus subtentis ceteris bracteis absentibus, *floribus femineis* sessilibus in cupulis 1-7 (plerumque 3, raro usque ad 27)-floris; lobis perianthio 6 (-7); staminodiis 3

(-4) 6 (raro usque ad 13), antheris interdum polliniferis, ovario triquetro 3 (raro 2, vel 1?) loculari dissepimento et facie intima exocarpio tomentosa, ovulis anatropis duobus in quoque loculo, stylodiis 3 (raro 1-2) brevibus teretibus recurvatis, epapillosis stigmatibus terminalibus capitatis integris (raro emarginatis). *Cupulae* sessiles vel breviter pedunculatis, in 3-13 (-19) lobis vel valvis fissae, squamis involucralibus ca. 3-8-seriatis congestis. Glandes triquetrae, ovoideo-subtriangulares, 1-7 (usque ad 27) arcte dispositae; parie exocarpio parenchymate paliformi carenti. *Semina* (in *Trigonobalanus excelsa* solum cognita) triquetra, ovoideo-subtriangularis singula (cavitatibus loculorum confluentibus semina admodum invasis), testa membranacea; cotyledonibus inaequalibus oleiferis tantum a genere *Fagum* aliquantum similibus sed minus plicatis, etc. (vide descriptionem speciei *Trigonobalano excelsae)*. *Germinatio* epigaea. Vernatio conduplicata, perulis adsunt aut absentibus. *Folia* spiraliter disposita aut 3-verticillata (vel opposita).

GENUS TYPICUM: *Trigonobalanus* Forman *in* Taxon **11:** 140. 1962 (species typica: *T. verticillata* Forman, *ibíd.)*.

BIBLIOGRAFIA CITADA

BAUMANN-BODENHEIM, M. G.

1953 Résultats scientifiques de la Mission Franco-Suisse de Botanique en Nouvelle-Calédonie. *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat., París* (2e. sér.), **25** (4): 419-421.

CUTLER, D. F.

1964 Anatomy of vegetative organs of *Trigonobalanus* Forman *(Fagaceae). Kew Bull.,* **17** (3): 401-409, figs. 1-2, pl. 4-5, tab. 1-2.

FORMAN, L. L.

1962 New genus in *Fagaceae. Taxon,* **11:** 139-140.
1964 *Trigonobalanus,* a new genus of *Fagaceae,* with notes on the classification of the family. *Kew Bull.,* **17** (3): 381-396, figs. 1-3.
1966-a On the evolution of cupules in the *Fagaceae. Kew Bull.,* **18:** 385-419.
1966-b Generic delimitation in the *Castaneoideae. Kew Bull.,* **18:** 421-426.

FORMAN, L. L. & D. F. CUTLER

1967 Additional notes on *Trigonobalanus* Forman *(Fagaceae). Kew Bull.,* **21:** 331-334.

MELCHIOR, Hans

1964 A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien ... **2:** Pp. 4 (s.n.), 1-666, figs. Berlín.

MÜLLER, Cornelius H.

1942 The problem of genera and subgenera in the oaks. *Chronica Botanica,* **7:** 12-14.

SARGENT, Charles Sprague

1965 *Manual of the trees of North America (exclusive of Mexico)*. Second corrected edition. 1, pp. i-xxvi, 1-433, i-xviii, figs. 1-389. Dover Publ. Inc., New York.

SOEPADMO, Engkik

1968 A revision of the genus *Quercus* L. subgen. *Cyclobalanopsis* (Oersted) Schneider in Malesia. *Gard. Bull. Singapore,* **22:** 355-427, figs. 1-18, maps i-xvi.

1972 *Fagaceae. In Flora Malesiana, series I - Spermatophyta,* **7** (pt. 2): 265-403, figs. 1-39. Groningen.

TOMLINSON, P. B. & A. M. GILL

1973 Growth habits of tropical trees: some guiding principles. *Tropical forest ecosystems in Africa and South America: a comparative review (Meggers,* B. J., E. S. *Ayensu* & W. D. *Duckworth,* eds.), pp. 129-143, figs. 1-17. Smithsonian Institution Press, Washington.

VAN STEENIS, Cornelis Gijsbert Gerrit Jan

1953 Results of the Archbold Expeditions. Papuan *Nothofagus. Journ. Arnold Arbor.,* **34** (4): 301-373, figs. 1-22, pl. I.

1954 Additional note on *Nothofagus. Journ. Arnold Arbor.,* **35** (3): 266-267, fig. 1.

1971 *Nothofagus,* key genus of plant geography, in time and space, living and fossil, ecology and philogeny. *Blumea,* **19** (1): 65-98, tab. 1, maps 1-2.

WIEGAND, K. M.

1906 Some studies regarding the biology of buds and twigs in winter. *Bot. Gaz.,* **41:** 373-424.